灵长类大脑两半球非对称性的生物学意义

马原野　蔡景霞　徐林　肖昆媛

（中国科学院昆明动物研究所
中国实验动物云南灵长类中心　灵长类学联合实验室）

摘　要

本文综述了前人有关大脑不对称性的研究结果，并在此基础上，根据已有的研究数据，从理论生物学角度，对人及非人灵长类大脑两半球不对称性的生物学意义进行了探讨。作者认为：1）大脑两半球不对称性是半球复杂系统的固有特性；2）两半球不对称性是两半球协同作用的结果，而不是独立作用的结果；3）两半球是具有不同传递函数的两个系统，它们通过胼胝体进行串联和反馈耦合，这种耦合方式能使脑处于多种功能状态下。

关键词：两半球不对称性，神经控制论，灵长类

在论及人和非人灵长类大脑的不对称性时，我们曾指出：在地球上，构成生命的基本有机分子氨基酸几乎都是L构型，生命的基本构成就具有不对称性。鸟类和一些非灵长类哺乳类也存在脑不对称现象，但无论在功能和结构上，都不如灵长类显著，人及非人灵长类大脑不对称性是自然进化的结果（马原野等，1987），是一个复杂系统的特性。普里戈金在讨论生命系统的耗散结构问题时，也指出：对称性破缺是生命系统远离平衡态时的一个普遍现象。因此，两半球不对称是生命系统不对称在神经系统中的一个反映（马原野等，1987）。

两半球不对称现象已不为人们所怀疑，面临的主要问题是：大脑皮层为什么不是一个单一的结构，而由两个貌似相同，而又不太相同的结构所组成？产生这种不对称性的生物学意义是什么？本文在综述前人工作的基础上，利用理论生物学的方法，归纳已有的数据，从理论上进行探讨。

一、胼胝体和两半球不对称的关系

一个值得注意的问题是，灵长类的这种脑不对称性并非同其形态结构的演化成简单的平行关系，如在较低等的哺乳类和非哺乳类脊椎动物，如兔和鸽，其视神经纤维有

国家自然科学研究基金资助项目。
本文1989年7月21日收到，同年11月21日修回。

90%交叉至对侧半球，猫有75%交叉，而人只有50%交叉，在进化的过程中，交叉的程度逐渐减弱，而同侧联系逐渐加强。生理学研究表明：在鸽子，一侧眼所建立的视觉条件反射，不能向另一侧眼传递，而在兔子中，简单的条件反射可在两半球间传递，复杂一点的反射（分化）则不能，但可在两眼分别建立意义相反的分化。这说明在视觉条件性活动中，两半球各自保持其相对独立性。梅镇彤（1987）在论述这个问题时，曾指出：兔等较低等动物，在视觉条件性行为中表现为非对称性活动。按照逻辑推理，两侧半球间联系越弱，则各自的独立性就越强，在非生命系统中也确实是这样，有人曾把两个初始状态完全一样的计算机分别独立运行了一段时间，结果发现两个机子的状态发生了分化。然而在生命系统中，情况并不尽然，研究表明，位于灵长类进化最高阶元的人类，视纤维交叉程度只有50%，但人脑的不对称性是最显著的。

在哺乳动物中，胼胝体横贯两半球，形成了一个醒目的脑结构，在个体发育和系统发育过程中，胼胝体的大小与大脑新皮质发育的程度成正比，如在个体发育中，胼胝体随个体的发育而逐渐增大，高等灵长类的胼胝体比低等的较为发育(周濟楼等，1988)。人们也不怀疑其功能是传导两半球间的信息，对不同种类动物胼胝体纤维的投射研究表明，进化阶元较低的动物，两侧半球，尤其是初级感觉皮质，经胼胝体相连的范围较广，而在较高等的灵长类动物，其范围相对较小，联系多发生在较高等的皮质区域。如在视皮层，树鼩的胼胝体纤维投射区更靠近视一区，而高等灵长类则主要投射至视二区（Cusick，1985)。从这点看，高等灵长类的胼胝体可能传导较高级的信息，这与灵长类新皮层的高度发育有联系。很可能，在高等灵长类，从皮层下中枢传入的信息首先在同侧半球的初级感觉皮质和次级感觉皮质中进行处理，经过处理的信息再传向对侧皮层，而不象非灵长类哺乳类那样，胼胝体仅仅传递初级皮质来的感觉信息。这说明两半球不对称性不是同两半球的独立性有关，恰恰相反，同两半球的协同作用有关。而这种协同性主要是通过两半球间的主要纤维通路，胼胝体来完成的。

二、大脑半球内各皮层间的耦合方式

系统的概念，是控制论中一个重要概念，用这个概念来研究脑的功能，在近代形成了“神经控制论”这样一门全新的学科。七十年代中期，智利大学以Maturana为代表的一些生物控制论学者提出了“自形成理论”（Autopoiesis），其理论认为：象其它自复制系统一样，神经系统也是一个闭合系统(Maturana，1981)，所谓闭合系统，是指该系统的状态同外部状态无关，而仅同系统内部的基本元素（神经元）的状态有关，环境同系统之间的信息传递是靠系统间的耦合作用来进行的，为了讨论的方便，可从理论上暂时“割断”皮层与皮质下结构的联系，从理论上形成一个闭合系统。由于本文讨论的是两半球在功能上的不对称，因此，我们将两半球划分为两个系统，它们之间通过胼胝体进行耦合，考虑到人及非人灵长类大脑皮层高度分化这一事实，在每一个系统中再划出四个亚系统，即Ⅰ感觉皮质，Ⅱ感觉联合皮质，Ⅲ前额叶皮质和Ⅳ运动皮质。根据现有的证据（Goldman-Rakic，1984），它们之间的联接耦合模式如下图。

三、两半球信息过程的异同

对形态十分相似的两个半球来说，其信息过程是否会相同，功能、形态研究的资料有助于阐明这个问题。

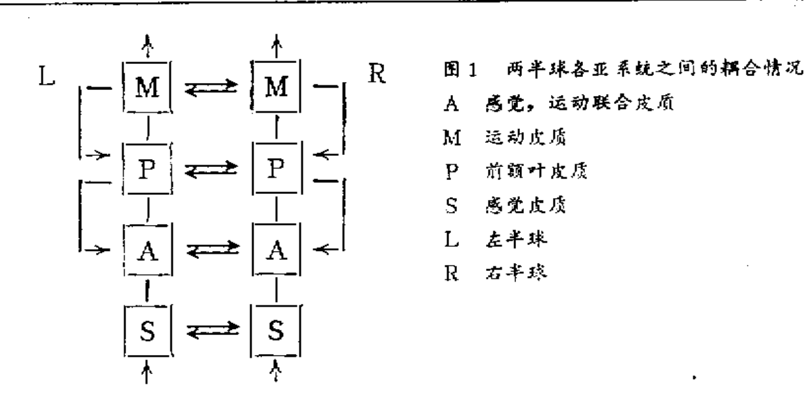


图 1　两半球各亚系统之间的耦合情况
A　感觉，运动联合皮质
M　运动皮质
P　前额叶皮质
S　感觉皮质
L　左半球
R　右半球

我们过去的工作发现，如让猕猴注意一个红灯，当灯亮数秒刚熄灭时，压按一杠杆，便可得到果汁做为奖励，记录灯亮期间和灯熄后动物前额叶的脑电，并进行付氏谱分析，结果发现两侧半球的振幅谱和相位谱均有很大差别（马原野等，1988）。在人类中的一些研究也发现：当受试者完成一些与空间任务有关的作业时，右侧半球EEG的低幅快波成分较多，左侧半球高幅慢波成分较多。另外的研究指出：当受试者在进行语言或非语言的心理学任务时，听觉诱发电位在两半球也不同。当任务涉及到语言时，左侧的诱发电位幅度高于右侧的，当任务涉及到非语言问题时，右侧的为高（Springer, 1985）。解剖学方面的工作也表明：左侧半球与语言有关的区域，其神经元比对侧的具有较为复杂的神经元分支（Marx, 1983）。以上事实表明，两个半球的信息过程是不同的。

四、两个半球系统的耦合

因为两个半球间互有纤维投射，一侧投出的纤维成为另一侧的输入，因而两半球间的耦合分为串联和反馈两种类型。张维波等的工作发现：猫一侧半球17区和18区交界处与视觉有关的神经元受对侧同一区域的兴奋性和抑制性影响（张维波等，1988），这种影响很可能是通过上述两种联接方式来施加的。

在串联的情况下，大脑信息过程可用传递函数表达（汪云九，1986；巴沙，1979）。

其表达式为

$$K[S]=K_1[S]\cdot K_2[S]\cdots\cdots K_n[S]$$

其中$K_i[S]$为亚系统 i 的传输函数，因此，对整个皮层的传输函数$K[S]$来说，受其$K_1[S]$至$K_n[S]$的影响，当所有亚系统的传递函数变化一致时，$K[S]$呈单调变化，系统的状态发生较大变化，反之，系统处于较稳定状态。串联，包括两半球的串联和同侧半球各子系统之间的串联，能使脑处于多功能状态下，而亚系统之间又互相激励，互相协调，互相影响，从而保证了全脑的功能。如果大脑皮层只是一个单一的结构，只有单一的传递函数，当状态发生偏差时，虽然可靠皮层一皮层下结构的反馈环路来校正一些偏差，但由于皮质下结构在处理信息的能力上远较皮质为差，因此，很难保证脑工作在预定状态。

因生物系统中，负反馈较正反馈更为常见，故这里讨论负反馈时的传递函数

$$K[S]=K_1[S]/(1+K_1[S]\cdot K_2[S])$$

负反馈的结果是使系统的增益减少。根据控制论原理，在生物系统中，负反馈可增强系

统的稳定性，可靠性，增加信息传输的信噪比，增加信道的通频带宽度（汪云九，1986）。在灵长类大脑皮层中，反馈现象是比较普遍的，在图1中可看到，运动皮层与前额叶之间，感觉皮层和前额叶之间以及两半球之间都存在反馈环路，两半球反馈环路的存在，使得两半球能相互作用，相互控制。一些生理方面的工作表明，两半球之间主要呈相互抑制的作用，这样有利于协调两半球的功能，在特定的状态下，有关的半球能处于最佳工作态，例如，在语言(口语)过程中，左半球处于主要功能态下，而右半球仅处于一个协同的位置。另外，一些心理学研究发现：右半球对左半球可能有一个监控作用（Springer，1985），这种监控作用可能是通过系统串联和反馈耦合的形式来完成的。

前面，我们曾提到：根据灵长类脑发育的特点，可将一侧半球划分为四个亚系统，每个亚系统之间存在着串联和反馈的耦合方式，与此同时，每个亚系统又和对面半球的同名亚系统保持着耦合（Goldman-Rakic，1984）。这种复杂的耦合方式，无疑使脑功能多样化，复杂化。因此，从细胞水平看，广泛的突触联系，是脑功能复杂性的物质基础，从系统水平看，各系统之间的复杂联系，也是脑功能复杂性的物质基础。如果我们走出隔离系统，再考虑每侧半球的上行输入和下行输出，那么系统就将更复杂了。两个复杂系统相互影响，协调功能，这样表现出了两个系统在功能，结构上的差别，使脑处于最优控制状态。根据以上讨论，我们认为：1）大脑两半球不对称性是半球复杂系统的固有特性。2）两半球不对称性是两半球协同作用的结果，而不是独立作用的结果。两半球之间通过耦合，相互控制，调整其状态，使得两个系统分别工作于不同的状态下，这样就表现出了两个半球在功能上的差异。3）两半球是具有不同的传递函数的两个系统，它们通过胼胝体进行串联和反馈耦合，这种耦合方式能使脑处于多种功能状态下。

参 考 文 献

马原野、田云芬、蔡景霞 1987 大脑两半球不对称性的演化。心理学动态 （1）:48—52。

巴沙(郁贤章译） 1979 生物物理和生理系统分析。科学出版社。

汪云九、顾凡及 1986 生物控制论研究方法。科学出版社。

张维波、方雪、刁云程 1988 冷冻取消胼胝体传递对猫皮层17区边界细胞部份电生理特性的影响。生物物理学报 4:310—315。

周瀚楼、袁传照、马原野 1988 中国七种非人灵长类动物脑形态的比较解剖学研究。人类学学报 7:167—176。

梅镇彤 1987 大脑两半球对称活动的比较生理学研究。生理学研究（中国生理学会第一届比较生理学术会议论文摘要汇编） pp. 3—4。

Cusick, C. G. *et al.* 1985 Interhemispheric Connections of Cortical Sensory Areas in Tree Shrews. *The Journal of Comparative Neurology.* 235:111—128.

Goldman-Rakic, P. S., 1984 The frontal lobes, Uncharted Provinces of the Brain, *Trends in Neurosciences.* 1:425—429.

Ma, Yuanye *et al.* 1988 A Comparative Study of Brain Asymmetiry in *Tupaia belangeri chinensis* and Five Species of Living Nonhuman Primates Distributed in China, *Abstracts of Symposium of Asian-Pacific Mammalogy.*

Maturana, H. 1981 The Organization of the Living, A Theory of the Living Organization, *Cybernetics Forum* 10:14—23.

Marx, J. L. 1983 The Two Sides of the Brain, *Science* 220:488—490.

Springer, S. P, 1985. *Left Brain, Right Brain*, W. H. Freeman and Company New York,